

土井田幸郎*: タデ属植物の属内分化に関する考察 (2)**

Yukio DOIDA*: Consideration on the intrageneric differentiation in *Polygonum* (2)**

論

議

タデ科植物の分類学的研究は 1753 年に Linnaeus がその著書 *Species Plantarum* に記載したのが最初で、その後多くの研究者によって研究されてきた。本邦産のタデ科植物についても、1827 年に Siebold, 1865 年に Meisner が、さらに 1874 年には Thunberg の研究が発表され、以来多くの人々により分類学的考察や種の記載がなされてきた(詳細は中井 (1908, 1926) を参照せよ)。中井 (1908) は本邦産タデ科植物に関する分類学的研究をおこない、主として外部形態より本科の属および種の検索表を提供し、本科を 6 属に分けた。その後、再びタデ類について報告し (中井 1926)、この報告では前報で取扱ったタデ科 6 属のうちソバ属 (*Fagopyrum*) とタデ属 (*Polygonum*) の 2 属を調査した。その結果、タデ属を 9 亜属に分け、更にその中のサナエタデ亜属を 6 つの節に分けた。ソバのグループをタデ属に入れるか、独立の属として扱うかについては議論のあるところであるが、別属としている研究者もかなりいる。

花粉の形成については、Sugiura (1925) がオンタデ (*P. savatieri*) をもちいて調べた研究がある。彼は減数分裂について調べているのみで、葯発生の初期からの研究はしなかった。花粉の形態は古生物学や地質学的な研究の面でよくとりあげられているが、分類学の上でも重要な形質を表はすものとして取り扱はれている。タデ科の花粉の形態については Wodehouse (1931), Hedberg (1945), 中井 (1926), 幾瀬 (1956) らの研究がある。彼らはそれぞれの見解により花粉の形態をもとにして幾つかのグループに分けた。Wodehouse と中井は花粉形態を多孔型と三溝型とに分け、Hedberg は此の見解を基礎として 9 つのグループに区分した。

Jaretsky (1927, 1928), 杉浦 (1936), Löve (1956) らが多くの種について染色体数を調査した。しかし、これらはいづれも単に染色体数について報告したにとどまり、核型の変化などについては Jaretsky が *Rumex* 属について推論した程度である。Darlington と Wylie (1955) はタデ科植物の基本染色体数として、ソバ属には $x'=8$, タデ属には $x=10, 11$ および 17 (?) を与えている。

* 国立遺伝学研究所。National Institute of Genetics, Misima, Sizuoka-ken.

Present Address: 放射線医学総合研究所。National Institute of Radiological Sciences, Kurosuna-cho, Chiba-shi.

** Contribution from the National Institute of Genetics, No. 406.

中井 (1908, 1926), Wodehouse (1931), Jaretsky (1927, 1928), Löve (1956), Hedberg (1945) らはそれぞれの立場からタデ科 (又は属) 植物を研究し、種の検索表を作成した。しかし、Jaretsky (1928) が *Rumex* で核型進化を考察した以外にはタデ科植物内での属の分化や関係、あるいは種の相互関係や分化、進化の方向性などについては論及されなかった。

種の分化や相互の関係、あるいは進化の問題を論ずるのにできるだけ多くの形質をとりあげることがきわめて大切なことであるが、さればといって全く無差別に多数の形質をとりあげることも問題を繁雑にしてわずらわしい (Stebbins, 1948)。例えば、植物の生殖器官が環境の影響によってその形質に変化をうけることが少なく、またよくその系統関係 (歴史性) を伝えているからというので、タデ属植物の胚嚢形成や胚珠の形態を調べたとしても直接研究の目的としている種や属の分化について説明を与えるような如何なるデータもえられないであらう。よく選ばれた少数の形質について考察することも決して無意味なことではない。

このような面を考慮に入れて、筆者はタデ属植物の花粉形成過程、花粉の形態および核学的研究をおこない、さらにいくつかの形態学的な知見も加えてこれまであまりなされなかった植物の属内、あるいは種の分化の方向などについて推論を試みた。
タデ科植物の花式は $CA^{3-6}Co^0S^0P^{1-24}$ で示されるようにすべて無花弁である (Pool, 1941)。本科 (属) に属する植物種は非常に多く、形態的にも多形であり、その地理的、生態的分布も実に広範囲にわたっている (大井 1955)。

表 2¹⁾ に示されたように、タデ属植物は 1 花粉嚢中に形成される花粉粒数をもとに、7 群に分けられるが、これは葯中に分化した胞原細胞が花粉母細胞を形成するまでに何回の分裂をずるかによってきまるものである。7 群で形成される花粉母細胞および花粉粒数には一連の関係があり、それぞれ 2^n と 4×2^n ($n=0, 1, 2, 3, 4, 5$, および 6) で示される。ギシギシ属やアカザ科を調べたところ、これらは極めて多数の花粉を形成している。発生学的方法をもちいてこのような被形成細胞数の相違、すなわち分裂度数の相異が同一属内でみられ、種を特長づけるという報告はこれまでないようである。

花粉の形態について調べたところ、中井 (1926) も指摘しているように、多孔型と 3 溝型の 2 群に大別できた。このような花粉の形態による区分と形成花粉数による区分とを比較したところ、多孔型は少数の花粉を形成する種 (第 1 群～第 4 群) で、また 3 溝型は多数の花粉粒を形成する種 (第 4 群～第 7 群) でみられた。非常に多数の花粉を形成するギシギシ属の植物は 3 溝型の花粉を形成した。中井 (1926) はソバを含むタデ類を分類学的見地より考察し、これを 10 属に区分した。彼のえた分類系に筆者の得た結果をあてはめるとき、本属内においては、おおむね一致することがわかった (Doida,

1) 以下本報にない図、表はすべて第 1 報、本誌 37: 3-12 を参照のこと。

1959a)。

アカザ科は植物の系統進化の上でタデ科に最も近い科であり、一般にタデ科より古いとされている。筆者が2種の同科植物をもちいて花粉形成課程を調べたところ、両種ともきわめて多数の多孔型の花粉を形成することがわかった。後述する如く、花粉粒数の変異は減少の方向に進むという点を認めるとき、両科の系統関係を説明するために花粉粒数は一つの根拠をあたえたい。

タニソバ (*P. nepalense*) は3溝型と多孔型の両方の花粉の形態的特長をもっているが、形成される花粉数に関する点を考慮し、これは多孔型より誘出したものと考えた(図2, D, 表2.)。また、ミズヒキも他の多孔型花粉と形態を異にする(図2 Ca, b.)。

タデ属植物の染色体の研究は多くの人々によってなされている。基本染色体としてソバ属には $x=8$ 、タデ属には $x=10, 11$ および 17 が与えられた (Darlington & Wylie 1955)。しかしタデ属内での染色体の進化についての報告はないようである。筆者はあらたに $x=8$ と 12 を有する種をみいだした。 $x=8$ はミヤマタニソバ (*P. debile*) でみられたが、この種の染色体は $2n=16$ であった。形態的にはこの種の染色体はタデ属の他種にくらべて著しく大きい。細胞学的な見地より、この種がどのようにして生じたか全く不明である。なを、この種の花粉粒数は4であった。

イシミカワ (*P. perfoliatum*) など5種で $x=12, 2n=24$ の染色体が算えられた。これら5種のうち、イブキトラノオでは $2n=24$ と 48 の両方が算えられた。この染色体基本数は $x=10$ あるいは 11 のものより生じたものでないかと考えられる。花粉の稔性の高いことより $x=8$ の3倍体とは考えられない。

オオイヌタデ (*P. nodosum*) およびサナエタデ (*P. lapathifolium*) では萼片は4個で、イヌタデ (*P. blumei*) などの5個より一個少なくなっている。前者の染色体は $x=11, 2n=22$ であり、後者では $x=10, 2n=20$ (または 40) である。萼片の退化(簡單化)を進化の結果と考えるなら、染色体数 $x=11$ は $x=10$ のグループより生じたものと考えてよいように思われる。

ソバのグループは染色体数のみでなく、種子内の子葉の形態においてもタデ属の他種の植物とはかなり異なっている。したがってこの群の植物はソバ属として区分する人も多い。此の群の植物は3溝型の花粉形態を示すが、形成される花粉数は少ない。

前川 (1958) は生物の進化は粒子的形態と秩序的形態、特に後者の変化によって起るとした。そして進化をこれまでの遺伝子の突然変異による変化と増加ということ以外に減少というものも進化の要因となりうることを指摘した。このことは進化の過程においては、形態の分化と複雑化という現象以外に、形質の喪失や簡素化といったことも超りうるものであることを示唆すると思われる。本研究において用いられたタデ属植物(とくに花粉形成過程)は、まさにこのような進化の過程を示す代表的な例であらうと思われる。すなわち過去においてきわめて高度に分化し発展したものが、特にこの植物群に

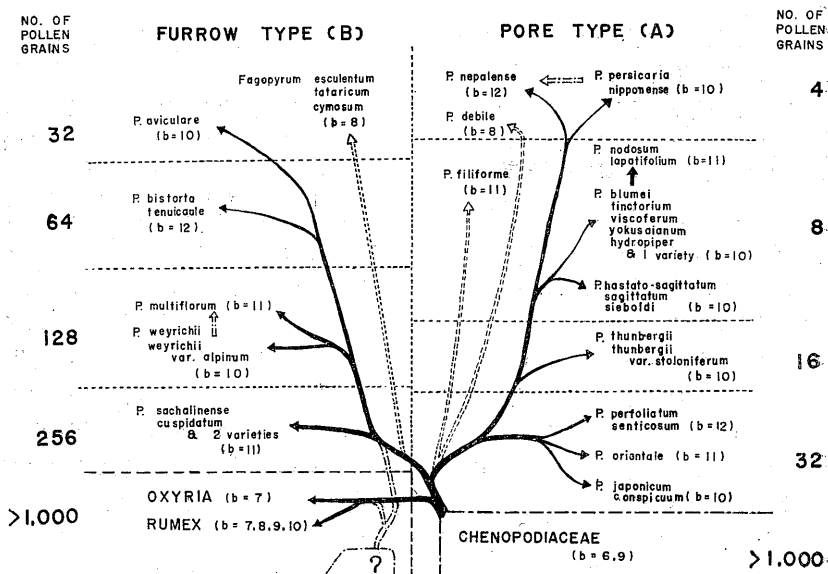


Fig. 4. Speculative figure showing the interfamilial and intrageneric differentiation in Polygonaceae.

Arrow, bold-faced: direction of evolution.

◇ dotted: course of differentiation considered to be more or less uncertain.

◇ chained: another possible course of differentiation.

line, ...: border line among intrageneric groups classified by the number of pollen grains formed in a pollen sac.

◇ -----: border line between genera.

◇ -.-.-.-: border line between families.

においては、余分な形質をなくして、再び単純化の方向に進化しつつあるものと考えた。

とも角、タデ属植物においては花粉粒形成の過程は、花粉粒数の減少の方向に向って進化してきたことを示唆する。そして、この点からは花粉形成の第1群は花粉形成に関する限り最も進化した形式のものであると考えられる。

ハルタデ (*P. persicaria*) は花粉形成の第1群に属するが、この花は約8個の雄蕊を有し各雄蕊は花粉嚢を有するので、1花(胚珠は1個)あたり128個の花粉粒が形成されることになる。このことは、すくなくとも植物の受粉に際しては1胚珠あたり1個の稔性花粉があれば足りるのであり、しかも此の種の花粉粒の稔性がきわめて高いという点も考慮したとき、128個の花粉粒で受粉過程の正常な進行は充分に行はれるものと考えられる。

一方、上記の花粉形成でみられた現象は一般に進化の段階が進むにしたがって、繁殖作用における節約と個体存続の機会とは一定の限度において増大すると一般に認められ

ている考えを充分納得させるものと思はせ、またタデ科植物が植物の系統分化の上、きわめて進化の進んだ群であることを示唆する一つの根拠をあたえると思われる。

上記のごとき観察の結果や考察をもとに筆者はタデ植物の属内分化に関しての推測を一つの図式にまとめた(図 4.)。しかし、この図式に関してはなお大いに議論の余地が残されており、今後さらに多くの形質について調査し、そのような研究を通じて、おのおの種や群の分化の位置などを考察せねばならない。例えば、アカザ科を祖型としたとき、タデ属植物の中でみられた3溝型花粉を有する種の分化をどのように説明するか、又、ミズヒキの如く、タデ属の他種ときわめて形態を異にしているものの分化をどのように説明したらよいのか、多孔型花粉を有し、8個の花粉粒を形成するグループの中に簡単にいれることができず、その点もっと多数の花粉を作るようなミズヒキに似た植物があったのかどうか、など多くの問題が残されている。

総 括

本邦産タデ科植物、およびアカザ科の植物(2種)を材料として、花粉形成過程、花粉の形態および細胞学的な面について調査し、外部形態や増殖過程などについて調査した結果を加え、タデ属植物の属内分化および分化の方向について考察した。

研究の結果を次に要約する。

(1) 花粉形成過程よりタデ属植物は7群に分けられた(表 2.)。(2) 胞原細胞が分化して花粉母細胞となるまでに超る体細胞分裂数には種特異性がある。(3) 花粉形態によりタデ属は多孔型と3溝型に大別できた。花粉形態の二型と花粉形成の7群との関係が調べられた。(4) 基本染色体数として、新らしく8と12をもつ種をみいだした。(5) ギシギシ、マルバギシギシ属の植物で同様の研究をした。(6) アカザ科植物でも同様の調査をした。(5)、(6)の植物では非常に沢山の花粉がつくられた。(7) 増殖方法はきわめて多岐に分化している。

以上(1)~(7)の結果を中心としてタデ属植物の属内分化についていくつかの推論をあたえた。

(I) 花粉形成数は減少の方向に進んだ。したがって、花粉形成の第1群は繁殖過程でもっとも進んだ形式のものと考えた。(II) 染色体数は増加方向に進んだ。(III) タデ属を2大別する花粉の形態の分化はかなり早期に超ったと考える。(IV) タデ属では、一旦きわめて複雑に分化した形質が再び簡單化の方向に形質の減少(例えば花弁の退化)という現象を通じて進んでいると考え、この点より、タデ属(又は科)は極めて進化した植物群であると考えた。(V) アカザ科は一応タデ属より系統学的に祖先であると考えた。

上記の諸点を考慮に入れて、タデ属植物の属内分化についての簡単な図式を提出した(図 4.)。

引用文献

- Darlington, C. D. & A. P. Wylie, 1955. "Chromosome atlas of flowering plants." London. 土井田幸郎, 1957. 植雑 **70**: 31. ———, 1958a. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. **9**: 57. ——— 1958b. *ibid.* **9**: 58. ———, 1959. *ibid.* **10**: 83. ———, 1960a. Bot. Mag. Tokyo **73**: 278. ———, 1960b. *ibid.* **73**: 337. ———, 1960c. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. **11**: 65. ———, 1961. 染色体 **48**: 1582. Hedberg, O. 1945. Svensk. Bot. Tidsk. **40**: 371. 幾瀬マサ, 1956. 日本植物の花粉. 東京. Jarezyk, 1927. Ber. Dtsch. Bot. Gesell. **45**: 48. ———, 1928. Jb. wiss. Bot. **69**: 357. Löve, A. & D. Löve, 1956. Canad. J. Bot. **34**: 501. 前川文夫, 1958. 植研 **33**: 353. Maheshwari, P., 1950. "An introduction to the embryology in Angiosperm". New York. ———, 1956. Current Sci. **25**: 106. 中井猛之進, 1908. 植雑 **23**: 367. ———, 1926. 理學界 **24**: 289. 大井次三郎, 1952. 日本植物誌. 東京. Pool, R. J., 1941. "Flowers and flowering plants". New York. Reeder, J. R., 1957. Amer. Jour. Bot. **44**: 756. Stebbins, G. L., 1950. "Variation and evolution in plants". New York. Sugiura, T., 1925. Bot. Mag. Tokyo **39**: 291. ———, 1936. Cytologia **2**: 544. Wodehouse, 1931. Amer. Jour. Bot. **18**: 749.

Résumé

In the author's previous papers, it was reported that the species of the genus *Polygonum* can be classified into 7 groups on the basis of the number of pollen grains formed in a pollen sac (Doida, 1957, 1958 a, 1960 a). In the present paper, intrageneric differentiation and the direction of evolution in *Polygonum* are discussed on the basis of investigations of the number of pollen grains, pollen morphology, karyological studies and some external morphological characters.

Materials used were as follows: a number of *Polygonum* species, some species of the genera *Rumex* and *Oxyria* belonging to Polygonaceae and 2 species of Chenopodiaceae. They are all growing in Japan. Results obtained were as follow:

(i) In all species of Polygonaceae observed the anther is composed of four pollen sacs. Each pollen sac has 4 cell layers surrounding the sporogenous cells at the stage of pollen mother cells (PMC) (Tab. 1.).

(ii) On the basis of the number of PMC or pollen grains formed in a pollen sac, *Polygonum* falls into 7 classes representing the series of number 2ⁿ

($n=0, 1, 2, 3, 4, 5$ and 6 for PMC) or $2^n \times 4$ ($n=0, 1, 2, 3, 4, 5$ and 6 for pollen grains) (Tab. 2). These numbers indicate the number of mitosis which occurred from the differentiation of the archesporial cell until the completion of PMC. For example, the plants belonging to the 1st class of Tab. 2 had one PMC which gave 4 pollen grains after meiosis in each pollen sac. This is in accord with the above formula 2^n ($n=0$) and $2^n \times 4$ ($n=0$). In this group, the archesporial cell, differentiated in a single pollen sac, acts as a PMC without any mitotic division. After meiosis four pollen grains are produced in a pollen sac.

(iii) According to the shape of pollen grains, this genus could be classified into 2 groups, "pore" type and "furrow" type. The former pollen grains are shown in Fig. 2 A-D and the latter in Fig. 2 E-F. The interrelationship between the two types of pollen grains and the above classes of pollen grain formation was studied. The pore type was observed in classes 1 to 4, and the furrow type in classes 4 to 7 (Tab. 2.).

(iv) Cytological observations were carried out. The basic chromosome number reported until to date was $x=10$ and 11 for *Polygonum* and $x=8$ for *Fagopyrum* (Darlington and Wylie, 1955). Some *Polygonum* species having $x=8$ and 12 were observed (Tab. 2).

(v) The furrow type of pollen grains was found in the genera *Rumex* and *Oxyria*. The number of pollen grains produced in a pollen sac was much larger than in *Polygonum*.

(vi) The pollen grains of the examined Chenopodiaceae are of pore type. The sculpture of exine is smooth. The size of pollen grains is smaller than that of pore type in *Folygonum*. A large number of pollen grains is produced in a sac.

On the basis of the results described above and some other evidences obtained from observations of external morphology or reproductive organs, following assumptions are given on the evolution in the genus *Polygonum*.

(i) The seven types of pollen grain formation arose in the direction of diminishing pollen grain number. Therefore, the 1st class of pollen grains formation in which 4 pollen grains were formed in a pollen sac is considered to represent the most advanced type as regards the economy of the processes of plant propagation.

(ii) The basic chromosome number has developed in the direction of increasing the number.

(iii) The differentiation into the two types of pollen morphology occurred in an early phase of divergency of the species.

(iv) The examined Chenopodiaceae are considered to be the precursors of the Polygonaceae from the results of palynological and cytological studies.

(v) The genus *Polygonum* (containing the genera *Rumex* and *Oxyria*) is one of the most advanced group. In this group, some characters of higher plants were lost; for example the petals are lacking. Thus, this group is developing toward simplification.

Regarding the intrageneric differentiation of the *Polygonum* species, a preliminary scheme was shown in Fig. 4.

○頭花植物の新属の数 (前川 文夫) Fumio MAEKAWA: About 4000 new genera of flowering plants in these 35 years.

最近必要があって Index Kewensis の補遺を調べてみたら、新属の発表数が大体下の数だけあることを知ったので話の種に一筆記す。1921 年から 1955 年までの 35 年間の累計は下の通りである。

Gymnospermae	7 fam	38 gen.
Monocotyledoneae	30 "	808 "
Dicotyledoneae	156 "	3106 "
Incertae (位置不詳)		13 "
	193 fam.	3952 (外 13) gen.

これには Ratinesque の立てたような古くてたのを再認する属や、当然つぶれるものなども含んでいる。またこの年間に第二次世界大戦があったのでほぼ 30 年分の業績とみてよかろう。すると毎年 131 属強、大体毎月 10 属位の速度で属が生れているわけだ。いい属も、くだらない属も玉石混淆、一々当り直してみれば面白いが、今はそこまで手をのばせない。

次に 50 属以上の新属の出たものをあげると全部で 19 科あり、単子葉ではイネ科 299, ラン科 164, ヤシ科 101, ユリ科 71, 双子葉ではマメ科 258, キク科 211, サボテン科 194, アカネ科 184, マツバボタン科 168, キツネノマゴ科 120, ナタネ科 120, セリ科 106, トウダイグサ科 90, キョウチクトウ科 83, シソ科 64, ゴマノハグサ科 58, ムラサキ科 57, ノウゼンカズラ科 56, ノボタン科 54, となる。

属の高さは著者によってまちまちでサボテン科の如きは明らかに細分に失するから、全体の妥当な新属はいいところ 1/3 位かと思われる。

終りにこの数字算出の基礎のリストをつくるのに協力された有吉愛子さんの労を感謝する。